

DIE VULVEN DER CHORDEUMATIDA: MERKMALE VON TAXONOMISCHER BEDEUTUNG (DIPLOPODA; HELMINTHOMORPHA)

von

INGRID KURNIK & KONRAD THALER

Institut für Zoologie der Universität Innsbruck, Universitätsstraße 4, A-6020 Innsbruck, Österreich

ABSTRACT

A first survey covering 18 species from the eastern Alps (7 Craspedosomatidae, 2 Neoatractosomatidae, 4 Attemsiidae, 1 Mastigophorophyllidae, 2 Chordeumatidae, 2 Haaseidae) shows, that identification of chordeumatid females, difficult especially in a diverse fauna from peripheral characters alone, might be facilitated greatly by a closer observation of their vulvae.

EINLEITUNG

Die Bestimmung von Weibchen der mitteleuropäischen Diplopoden ist selbst bei außeralpinen Arten schwierig. Die meisten Bestimmungswerke berücksichtigen nur Männchen und beurteilen die Weibchen höchstens nach peripheren Merkmalen. Der frühe Versuch von Wood (1865), auch die Strukturen der Vulven zu berücksichtigen, wurde nicht beachtet. Lediglich Brölemann (1935) hat die Vulven vieler Arten Westeuropas abgebildet. Die Vernachlässigung der in geringerem Ausmaß differenzierten weiblichen Geschlechtsorgane in taxonomischer Hinsicht mag teilweise verständlich scheinen (Kraus, 1966). Allerdings sind auch die vielgestaltigen Vulven der Chordeumatida (Verhoeff, 1926/28) bis jetzt nur sehr stichprobenhaft bekannt. Die Ordnung ist in den Ostalpen formen- und individuenreich vertreten (Attems, 1949). Schon die orientierende Untersuchung (erste Ergebnisse bei Kurnik, 1983) erweist die Bedeutung der Vulvenstrukturen für die Unterscheidung und Identifikation ostalpiner Chordeumatida.

METHODIK

Zur Verfügung standen Exemplare aus faunistisch-ökologischen Aufsammlungen, aus Barberfallen-Fängen in Nordtirol (Meyer, 1979; Hensler & Thaler, 1980; Tha-

ler, 1982; Kurnik, 1983) und Nachbargebieten (Löser et al., 1982) sowie aus verschiedenen Handfängen. Fixierung bei den Fallenfängen (Methodik: Tretzel, 1955) durch Formalin 4% bzw. Kaliumdichromat, Konservierung in Äthylalkohol 70%, Dauer der Konservierung 2-20 Jahre. Studium der isolierten Vulven zunächst in halb-abgedeckten Hohlschliff-Präparaten, für das REM bestimmte Objekte wurden in Benzin überführt und getrocknet. REM-Aufnahmen mit dem Leitz-AMR 1000-Gerät des Institutes für Botanik der Universität Innsbruck. Die REM-Untersuchung brachte bei rascher Trocknung und ohne besondere Reinigung (Ultraschall) auch lange konservierter Exemplare gute Ergebnisse. Nur wenige Präparate zeigten trockenungsbedingt Risse (Abb. 13), an manchen Fotos erkennbare Kristallnadeln (Abb. 6) könnten auf das beim Fang verwendete Spannungsmittel zurückzuführen sein. Die bei manchen Chordeumatidae vorhandenen Befruchtungszeichen (Abb. 22) maskieren die Vulven allerdings nahezu vollständig.

Nomenklatur nach Hoffman (1980), die in Mitteleuropa lange gebräuchlichen Namen (Schubart, 1934) sind zusätzlich genannt.

MORPHOLOGIE DER VULVEN

Die ektodermalen Atrien der weiblichen Geschlechtsorgane der Diplopoden, die hinter dem 2. Beinpaar liegenden Vulven, von Verhoeff (1910a) als modifizierte Extremitäten (Cyphopoden) interpretiert, sind bei den Chordeumatida eversibel, im Ruhezustand in einer Vulventasche versenkt. Ihr Bau entspricht grundsätzlich den anderen Ordnungen der Diplopoden, wie die ausführlichen Schilderungen von Brölemann & Lichtenstein (1919) und von Verhoeff (1926/28) zeigen: vorn das schildförmige, wenig variable Operculum („Bogenspange“ Verhoeffs, als Telopodit betrachtet), dahinter die massige Bursa (Verhoeff: Cyphopodit, Cyphocoxit), dazwischen die Mündung des Ovidukts, vgl. Abb. 2, 4. Die allseitig sklerotisierte Bursa weist distal/aboral einen durch Skulptur-

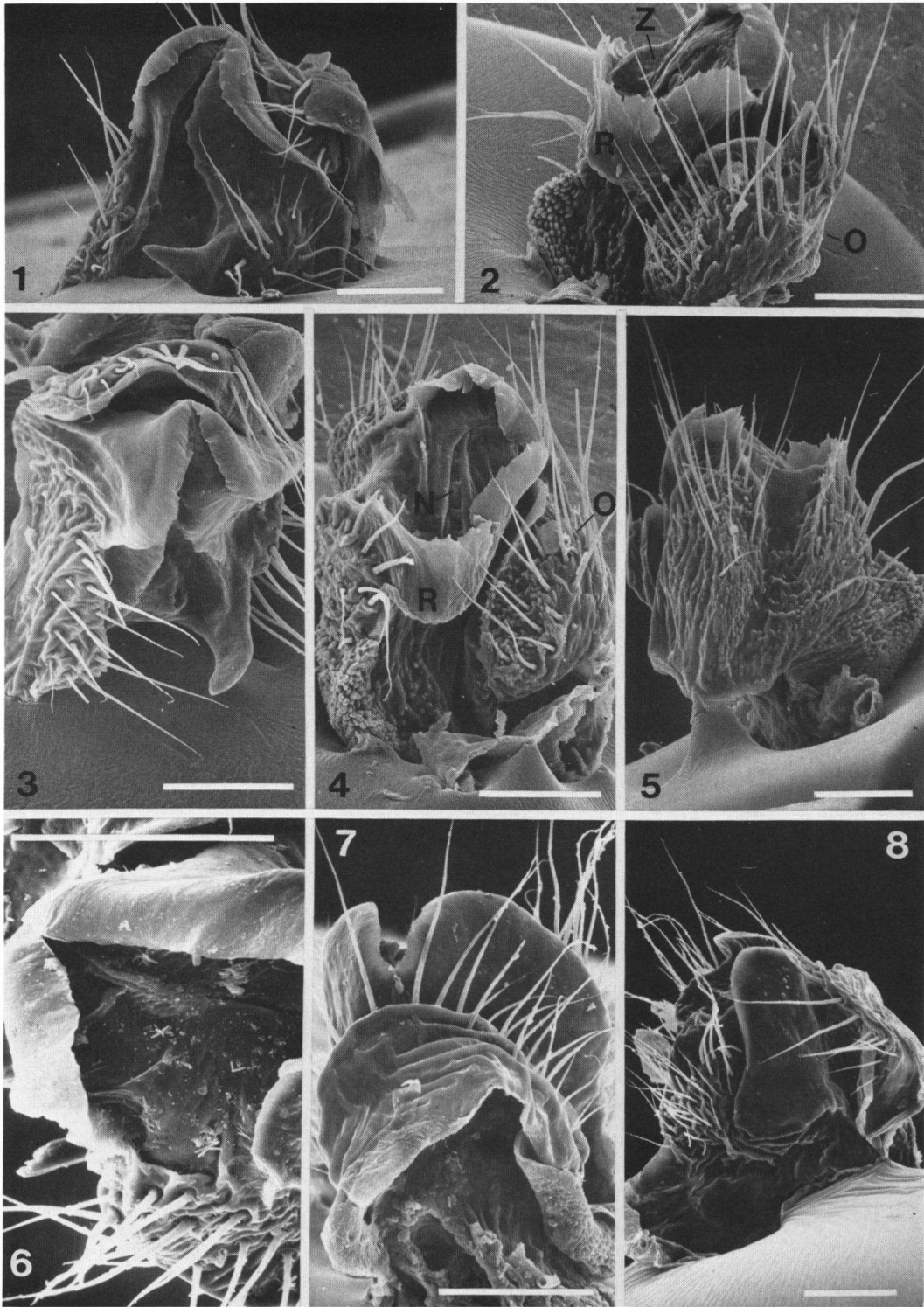


Abb. 1-8. Vulven von Craspedosomatidae (linke Vulva 1-6; rechte Vulva 7, 8): 1, 3, *Iulogona tirolensis* (Verhoeff), von ventral (1), schräg von vorn (3) (Locherboden); 2, 4, 5, *Atractosoma meridionale* Fanzago, von vorn (2), von vorn/ventral (4), von aboral (5) (Brunau); 6, *A. ruffoi* Manfredi, von ventral (Rocca di Manerba); 7, 8, *Dactylophorosoma nivisatelles* Verhoeff, von vorn (7) und von lateral (8) (Nordtirol, Maria Waldrast). Maßstäbe 0.10 mm; O = Operculum, R = Randsaum, N = Naht, Z = Zentralbereich.

unterschied abgehobenen „Zentral-“ bzw. „Distalbereich“ auf, der vielfach von lamellösen Strukturen („Randsaum“) begleitet ist. Im Zentralbereich verläuft die „Naht“ als Zeichen einer kutikularen Einstülpung, der blasen- bis schlauchförmige „Ampullen“ in bestimmter Anordnung ansetzen (von Brölemann & Lichtenstein als Receptacula gedeutet). Die REM-Präparate zeigen sehr deutlich Verlauf und Aussehen des hyalin-durchscheinenden Randsaums, die Ampullen sind derart natürlich nicht nachweisbar.

1. CRASPEDOSOMATIDAE

Iulogona tirolensis (Verhoeff) (Iulogoninae) (Abb. 1, 3)

Syn. — *Oxydactylon* t.

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Kurnik, 1983: Brunau, Stams, Locherboden).

Operculum hoch, distal gerundet. Bursa prismenförmig, innen gerunzelt, vorn und distal glatt, die Seitenwände beborstet. Distalfläche mit einer ausgeprägten, sich vorn schmal schließenden Längsrinne. Diese mit einer Reihe von Drüsenporen (?) an ihrem Grunde, ihr Außenrand hinten zu einem markanten Fortsatz verlängert. Randsaum vorn einen spitzen Winkel einschließend und auf halber Länge der Bursa auslaufend. Ampullen blasig, die Längsrinne vorn unterlagernd. — Vulventasche hinten mit einem dolchförmigen Fortsatz ähnlich dem „corne postvulvaire“ von *Ceratosphys* (Opisthocheiridae, Brölemann, 1932).

Atractosoma meridionale Fanzago (Atractosomatinae) (Abb. 2, 4, 5)

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Kurnik, 1983: 2 ♂♂, 2 ♀♀, Brunau).

Operculum hoch, distal eingeschnitten. Bursa zylindrisch, ihre Seitenwände gerunzelt und beborstet, außen/proximal buckelförmig vorgewölbt, mit warziger Feinstruktur. Randsaum die ausgedehnte Distalfläche vorn und seitlich begrenzend, nur wenig auf die Hinterwand der

Bursa fortgesetzt. Distalfläche glatt, Naht quer-verlaufend, mit zahlreichen Ampullen. — Beschreibung der Vulva bei Verhoeff (1910a).

A. ruffoi Manfredi (Abb. 6)

Material. — Lombardia, Lago di Garda, Rocca di Manerba (2 ♂♂, 2 ♀♀, 12.X.1972). Identifikation nach Strasser (1977).

Die Vulva von *ruffoi* entspricht weitgehend *meridionale*; Verlauf der Naht, die Anordnung der Ampullen und der Vorderwinkel des Randsaumes bilden deutliche Unterschiede.

Dactylophorosoma nivisatelles Verhoeff (Atractosomatinae) (Abb. 7, 8, 11)

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Hensler & Thaler, 1980), Obergurgl, Rotmoostal 2300 m (2 ♂♂, 2 ♀♀, 8.VII.1964) und Coll. Meyer, Stubai Alpen, Grönausee 2400 m (2 ♂♂, 1 ♀, 11.VII.1964).

Operculum gerundet. Bursa nach hinten schräg abfallend, ihre Gestalt (Abb. 8) durch den stark entwickelten, distal vorragenden und seitlich in die Basalhälfte der Bursa reichenden, vorn (Abb. 7) tief eingeschnittenen Randsaum bestimmt. Bursa hinten und seitlich stark gefaltet, aboral/proximal wieder glatt, ausgehöhlt, mit niederer Außen- und stark lamellös vorspringender Innenkante (Abb. 8 zeigt nur deren Ansatzstelle). Zentralbereich lang-oval, mit asymmetrischen gratförmigen Vorsprüngen und medianer, von zahlreichen Ampullen unterlagter Längsnaht.

Ochogona caroli (Rothenbühler) (Atractosomatinae) (Abb. 9)

Syn. — *Ceratosoma* c., *Asandalum* c., *Triakontazona* c.

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Kurnik, 1983: Stams, Brunau).

Vulven eng aneinanderliegend. Operculum asymmetrisch, median ventrad vorgezogen. Bursa stark vorspringend, ihre höchste Stelle ungefähr an der Verzweigung der Innenmembran. Zentralbereich sichelförmig, Vorderwin-

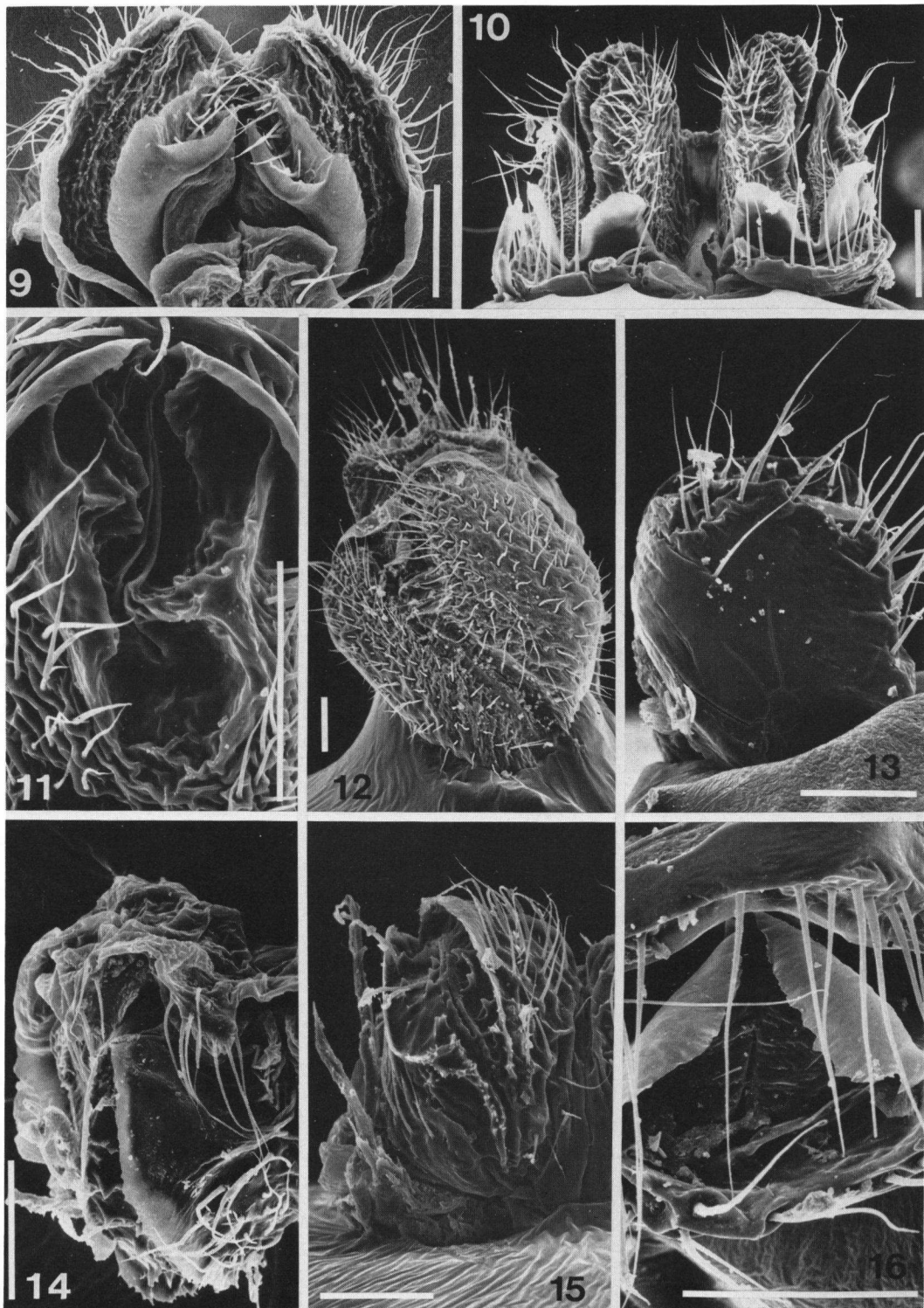


Abb. 9-16. Vulven von Craspedosomatidae und Neoatractosomatidae (Vulvenpaar 9, 10; rechte Vulva 11-16): 9, *Ochogona caroli* (Rothenbühler), von ventral (Brunau); 10, *Listrocheiritium* cf. *susurrinum* Attems, von ventral (Weichselboden); 11, *Dactylophorosoma nivisatelles* Verhoeff, von ventral (Obergurgl); 12, *Bergamosoma canestrinii* (Fedrizzi), von ventral (Bezzecca); 13, 16, *Pseudocraspedosoma brentanum* (Verhoeff), von aboral (13) und von ventral (16) (Borgo-Valsugana); 14, 15, *Trimerophorella nivicomis* Verhoeff, von ventral (14) und von aboral (15) (Obergurgl). Maßstäbe 0.10 mm.

kel des Randsaumes weit nach vorn/proximal verlagert und durch das Operculum verdeckt. Zentralbereich strukturiert, mit Längsnaht. Mediane Hälfte des Randsaumes (Innenmembran) distal gegabelt, ampullenähnliche Strukturen an der Medianseite der Bursa.

Listrocheiritium cf. **susurrinum** Attems (Rhymogoninae)
(Abb. 10)

Material. — Steiermark, Weichselboden 700 m (10 ♂♂, 2 ♀♀, 1.X.1973). Identifikation nach Attems (1927).

Operculum gerundet. Bursa aborad vorspringend, ihre Seitenwände gerunzelt und beborstet. Randsaum ähnlich wie bei *Dactylophorosoma* (Abb. 7) in der Vorderhälfte der Bursa die Distalfläche überragend, median tief eingeschnitten. Zentralbereich als schmale Längsrinne, mit stark vorspringender Innenwand und schlauchförmigen Ampullen. — Anscheinend weitgehende Übereinstimmung zu den Abbildungen Verhoeffs (1913: 400) von *L. noricum* Verhoeff.

Bergamosoma canestrinii (Fedrizzi) (Craspedosomatinae)
(Abb. 12)

Syn. — *Prionosoma c.*

Material. — Trentino, Val di Ledro, Bezzeca 1200-1800 m (1 ♂, 4 ♀♀, 26.V.1963), Mt. Tremalzo 1700 m (1 ♀, 14.VI.1964).

Operculum nieder. Bursa stark gewölbt, proximal kragenförmig verengt, dicht kurz beborstet. Asymmetrisch, ihre Innenhälfte aborad stark vorspringend, in Abb. 12 durch Eintauchen in die Trägermasse verdeckt. Zentralbereich zunächst breit, mit Querleisten und Ampullen (?), dann zu einer Längsrinne verschmälert. Randsaum median eingeschnitten, an der Vorderwand der Bursa. — Die Vulva von *Bergamosoma* unterscheidet sich scharf von den anderen hier vorgestellten Arten der Familie. Die Abbildungen bei Brölemann (1935) deuten an, daß *Bergamosoma* sich auch diesbezüglich der Nachbargattung *Craspedosoma* anschließt.

2. NEOATRACTOSOMATIDAE (Trimerophorinae)

Pseudocraspedosoma brentanum (Verhoeff)
(Abb. 13, 16)

Syn. — *Trimerophoron b.*, Strasser (1982).

Material. — Trentino, Valsugana, südl. Borgo 2000 m (2 ♂♂, 1 ♀, 25.IX.1965). Identifikation nach Verhoeff (1930).

Vulva würfelig. Operculum nieder, Bursa hinten und außen glatt, mit Borstensäumen, distal mit Randsaum und Zentralbereich. Dieser glatt, Längsnaht mit kalottenförmigen Ampullen, Randsaum vorn spitz zulaufend.

Trimerophorella nivicomis Verhoeff
(Abb. 14, 15)

Material. — Nordtirol, Stubai Alpen, Mairspitze 2700 m (1 ♂, 2 ♀♀, 12.VII.1964), Obergurgl, Nörderssee 2400 m (2 ♂♂, 2 ♀♀, 8.IX.1964) und Coll. E. Meyer.

Vulven eng aneinanderliegend. Operculum nieder, membranös, mit beborsteter Außen- und Innenkante. Bursa gewölbt, aboral eingedellt, Zentralbereich scheitelförmig, mit zahnförmigen Vorsprüngen und Längsnaht, in seiner ganzen Länge vom Randsaum begleitet. Ampullen am Vorderende des Zentralbereichs.

3. ATTEMSIIDAE

Attemsia falcifera Verhoeff (Attemsiinae)
(Abb. 17)

Material. — Slowenien, Il. Bistrica, Sneznik 800 m (1 ♂, 1 ♀, 11.IX.1969). Identifikation nach Strasser (1966).

Operculum nieder, sein Distalrand beiderseits einer medianen Einbuchtung scharf gezackt. Bursa asymmetrisch, ihr freier Rand in markante Fortsätze ausgezogen. Zentralbereich glatt, Naht schräg, Ampullen nicht lokalisiert.

Dendromonomeron oribates (Latzel) (Polypheletiinae)
(Abb. 20)

Syn. — Benennung nach Strasser (1965).

Material. — Nordtirol, Zahmer Kaiser (1 ♀, 19.VI.1982, Thaler, 1984).

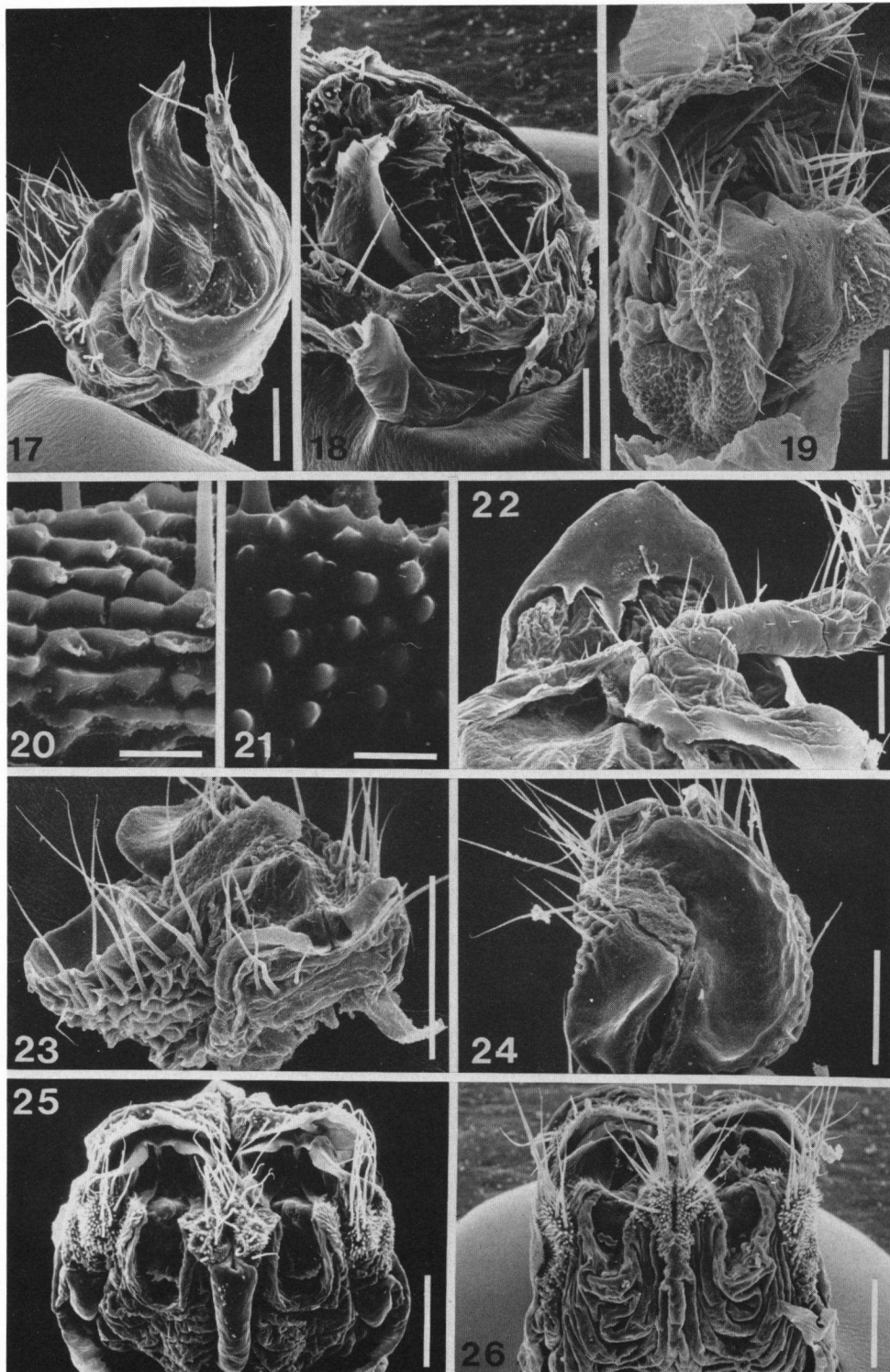


Abb. 17-26. Vulven von Attemsiiidae, Mastigophorophyllidae, Chordeumatidae und Haaseidae (Vulvenpaar 22, 25, 26; linke Vulva 21, 23, 24; rechte Vulva 17-20); 17, *Attemsia falcifera* Verhoeff, von ventral (Sneznik); 18, *Schubartia lohmanderi* Verhoeff, von ventral (Vršič); 19, *Mastigona mutabilis* (Latzel), von ventral (Locherboden); 20, *Dendromoneron oribates* (Latzel), Operculum (Zahmer Kaiser); 21, *Polyphematia moniliformis* (Latzel), Operculum (Raudnerhöhle); 22, *Chordeuma sylvestre* C. L. Koch, von vorn, mit Begattungszeichen (Murnau); 23, 24, *Orthochordeumella pallidum* (Rothenbühler), von vorn (23) und von ventral (24) (Stams); 25, *Haasea fonticulatorum* (Verhoeff), von ventral (Nordtirol, Maria Waldrast); 26, *H. flavescens* (Latzel), von ventral (Murnau). Maßstäbe: für 20, 21 0.010, sonst 0.10 mm.

Im Vulvenbau von *Attemsia* stark abweichend. Vulva höckerförmig, mit distalem, von einem Randsaum begleiteten Zentralbereich, dieser mit Längsnaht und mit zwei Zahnreihen. Zu beachten die Feinstruktur des Operculums.

Polyphematia moniliformis (Latzel) (Polyphematiinae)
(Abb. 21)

Material. — Steiermark, Raudnerhöhle (3 ♂♂, 5 ♀♀, Thaler & Neuherz, 1978).

Bei grundsätzlicher Übereinstimmung mit *Dendromonomeron* bestehen zahlreiche Unterschiede, sogar im Ornament des Operculums.

Schubartia lohmanderi Verhoeff (Polyphematiinae)
(Abb. 18)

Material. — Slowenien, Vršič 1300 m südl. Krajnska Gora (6 ♂♂, 2 ♀♀, 13.IX.1969). Identifikation nach Verhoeff (1927), Strasser (1937a, b).

Vulven eng aneinanderliegend. Operculum median eingebuchtet. Bursa niedrig, Zentralbereich gewölbt, vorn durch das Operculum verdeckt, mit auffälligen Zahnleisten und Längsnaht. Randsaum asymmetrisch, mit weit vorspringender Innenlamelle.

4. MASTIGOPHOROPHYLLIDAE (Mastigoninae)

Mastigona mutabilis (Latzel)
(Abb. 19)

Syn. — *Heteroporatia m.*

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Kurnik, 1983: Locherboden).

Operculum nieder, zwischen Bursa und 2. Beinpaar versteckt. Bursa markant, weit vorgewölbt, seitlich eingedellt, mit wulstförmigen, beschuppten und beborsteten Seitenrändern und glatter, „zungenförmiger“ Distalfläche, vorn mit einer kurzen, von den Ampullen begleiteten Naht. Randsaum unscheinbar. — Die Vulven-Abbildungen Verhoeffs (1911) von *M. bosniensis* (Verhoeff) lassen die so bezeichnenden Merkmale der *mutabilis*-Bursa nicht erken-

nen. Die Weibchen der Familie sind schon an ihrem verkümmerten 2. Beinpaar zu erkennen.

5. CHORDEUMATIDAE

Chordeuma sylvestre C. L. Koch (Chordeumatinae)
(Abb. 22)

Material. — Bayern, Murnau (Löser et al., 1982).

Von *Ch. sylvestre* und von *Melogona voighti* (Verhoeff) (= *Microchordeuma*) lagen nur begattete Weibchen vor, deren Vulven durch erhärtete Spermatophoren verschlossen sind (Verhoeff, 1910a, b; Haacker, 1971), Details sind nicht erkennbar. — Abbildungen der Vulva bei Verhoeff (1910a), Brölemann (1935).

Orthochordeumella pallidum (Rothenbühler) (Orthochordeumatinae)
(Abb. 23, 24)

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Kurnik, 1983: Stams).

Operculum der Bursa eng anliegend. Bursa trogförmig, ihre Seiten gerunzelt und beborstet, ventral glatt, „ungefähr semmelförmig“ (Bigler, 1913: 704), aus zwei „muschelartig“ ausgehöhlten, durch die Naht getrennten Hälften bestehend. Zentralbereich nach vorn konvergierend, dort zart wabenartig skulpturiert; Randsaum nieder, an den Vorderkanten der Bursa. Nur eine kugelförmige, zentrale Ampulle (Bigler, 1913: Taf. 17 Abb. 8), Naht beim abgebildeten Exemplar durch Sekret (?) verklebt.

6. HAASEIDAE (Haaseinae) (= Orobainosomatidae)

Haasea flavescens (Latzel)
(Abb. 26)

Syn. — *Orobainosoma f.*

Material. — Barberfallen: Nordtirol, Rinn (Thaler, 1982), Bayern, Murnau (Löser et al., 1982).

Vulven in engem Zusammenhang. Opercula getrennt, nieder, ihr freies Ende einen schma-

len, mit Trichomen besetzten Rand aufweisend. Bursa charakteristisch: Außen- und Innenwand lang beborstet und mit zahlreichen Trichomen besetzt, Hinterwand glatt, in wulstförmige Strukturen gefaltet. Zentralbereich mit symmetrischem Randsaum und kurzer Naht, von einem Ampullenfeld unterlagert. Die Verwachsung der beiden Bursen ist besonders hinten deutlich, die freien Kanten der Innenwände bilden eine symmetrische, durch einen schmalen Längsspalt geteilte, mediane Struktur.

Haasea fonticulatorum (Verhoeff)
(Abb. 25)

Material. — Nordtirol, Barberfallen (Meyer, 1979; Hensler & Thaler, 1980).

Vulva wie bei *flavescens*, ausführliche Beschreibung bei Verhoeff (1910a). Unterschiede zeigen sich in der Skulptur der freien Kante der Innenwände und im Bereich der Verwachsung der Hinterwände. Der auffällige mediane Längswulst wird von Verhoeff als Syncoxit gedeutet.

DISKUSSION

Die vorgestellten Ergebnisse zeigen bei den Chordeumatida eine überraschende Vielfalt in der Ausbildung der Vulven. Das Operculum ist wenig markant, gerundet (Abb. 7) oder median eingedellt (Abb. 2), bei *Attemsia* allerdings scharf gezackt; bei *Polyphematia* und *Dendromeron* auffällig skulpturiert.

Die Hauptmerkmale bietet die Bursa. Die Bursen sind entweder deutlich getrennt, einander genähert oder weitgehend verwachsen (Abb. 25, 26). Ihre Form ist vielfach höckerförmig bis zylindrisch (Abb. 2), markant asymmetrisch bei *Attemsia* (Abb. 17), auffällig gewölbt bei *Bergamosoma* und bei *Mastigona*.

Charakteristisch sind weiters Fortsätze und Skulptur mancher Vulven: siehe den Außenfortsatz von *Iulogona* (Abb. 1), die buckelförmige Vorwölbung der Außenseite von *Atractosoma* (Abb. 5), die aboralen wulstförmigen Strukturen von *Haasea*.

Der Zentralbereich schwankt zwischen einer schmalen Längsfurche (z.B. Abb. 10, 12) und der großflächigen Ausbildung bei *Atractosoma*, *Mastigona* und *Orthochordeumella*. Er ist auf die Distalfläche beschränkt (*Atractosoma*) oder scheitelförmig aboral verlängert (*Bergamosoma*, *Trimerophorella*). Er ist glatt (Abb. 1, 2, 17) bis markant skulpturiert (Abb. 9, 11, 15, 18) bei wechselndem Verlauf der Naht (Abb. 4 vs. 6).

Der Randsaum ist meistens deutlich, unscheinbar bei *Orthochordeumella* und bei *Bergamosoma*. Er verläuft entlang des Zentralbereichs oder setzt sich auf die Seitenwände der Bursa fort. Unterschiede des Randsaumes zeigen sich besonders in Flächen- (Abb. 4 vs. 6) und in Profilansicht (Abb. 8).

Bei *Mastigona* ist die zungenförmige Distalfläche von beschuppten Längswülsten begrenzt. Verschieden sind auch Zahl und Lage der Ampullen.

Die Befunde stehen in Einklang mit der Meinung der klassischen Autoren, daß die Vulven der Chordeumatida „für jede Gattung spezifisch gebaut sind“ (Schubart, 1934: 58) bzw. „des différenciations de formes curieuses“ aufweisen (Brölemann & Lichtenstein, 1919). Ihre grundsätzliche bauplanmäßige Übereinstimmung wird besonders bei einem Vergleich der Vulven der Craspedosomatidae, Neoattractosomatidae und Attemsidae deutlich. *Orthochordeumella* (Chordeumatidae) und *Haasea* (Haaseidae) zeigen Sondermerkmale, am stärksten scheint *Mastigona* (Mastigophorophyllidae) abzuweichen.

Das Ausmaß der individuellen Variation ist noch festzustellen, sie sollte aber die zwischen Gattungen festgestellten Unterschiede nicht verwischen. Die taxonomische Bedeutung der Vulven der Chordeumatida scheint offenkundig und wird durch die überwiegend gut begrenzten oder kleinräumigen Areale der Arten, die in ausgedehntem Maße ein vikariantes Auftreten zeigen, noch erhöht. Die Funktion dieser Organe im Detail ist allerdings nahezu unbekannt (Haacker, 1971).

Ein vertieftes Studium der Vulven ostalpiner Formen ist vorgesehen.

DANKSAGUNG

Wir danken vielmals Herrn Prof. Dr. S. Bortenschlager für Zugang zu einem REM und Herrn S. Tatzreiter für die rasteroptischen Aufnahmen und für Fotoarbeiten. Herrn Dr. E. Meyer danken wir für das uns zur Verfügung gestellte Material.

SCHRIFTEN

- ATTEMS, C., 1927. Über palaearktische Diplopoden. Arch. Naturgesch., 92 A: 1-256.
- , 1949. Die Myriopodenfauna der Ostalpen. Sber. öst. Akad. Wiss., (math.-naturw. Kl., Abt. I) 158: 79-153.
- BIGLER, W., 1913. Die Diplopoden von Basel und Umgebung. Revue suisse Zool., 21: 675-793, Taf. XVII-XIX.
- BRÖLEMANN, H. W., 1932. Les organes postvulvaires de quelques Chordeumoides (Myriapoda Diplopoda). In: Livre du centenaire, Société entomologique de France: 281-284 (Soc. entom. Fr., Paris).
- , 1935. Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). Faune Fr., 29: 1-369.
- BRÖLEMANN, H. W. & J. L. LICHTENSTEIN, 1919. Les vulves des Diplopodes. Archs. zool. exp. gén., 58 (4): 173-218.
- HAACKER, U., 1971. Die Funktion eines dorsalen Drüsenkomplexes im Balzverhalten von Chordeuma (Diplopoda). Forma et Functio, 4: 162-170.
- HENSLE, I. & K. THALER, 1980. Über einige subalpine Diplopoden des Silltales (Nordtirol, Österreich). Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, 67: 95-102.
- HOFFMAN, R. L., 1980 ("1979"). Classification of the Diplopoda: 1-238 (Muséum d'Histoire Naturelle, Genève).
- KRAUS, O., 1966. Phylogenie, Chorologie und Systematik der Odontopygoideen (Diplopoda, Spirostreptomorpha). Abh. senckenb. naturforsch. Ges., 512: 1-143.
- KURNIK, I., 1983. Zur Faunistik und Genitalmorphologie von Diplopoden Nordtirols: 1-45, Abb. 1-57, Fotos 1-148 (Magisterarbeit Universität Innsbruck).
- LÖSER, S., E. MEYER & K. THALER, 1982. Laufkäfer, Kurzflügelkäfer, Asseln, Webespinnen, Weberknechte und Tausendfüßler des Naturschutzgebietes „Murnauer Moos“ und der angrenzenden westlichen Talhänge (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae; Crustacea: Isopoda; Aranei; Opiliones; Diplopoda). Entomofauna (Linz), Suppl., 1: 369-446.
- MEYER, E., 1979. Life-cycles and ecology of high alpine Nematophora. In: M. CAMATINI ed., Myriapod biology: 295-306 (Academic Press, London).
- SCHUBART, O., 1934. Tausendfüßler oder Myriapoda. I: Diplopoda. Tierwelt Dtl., 28: i-vii, 1-318.
- STRASSER, K., 1937a. Neue Gattungen und Arten der Attemsiden (Diplopoda AscospERMOPHORA). Zool. Jb., (Syst.) 69: 177-214.
- , 1937b. Über Attemsiden. Dritter Beitrag (Diplopoda AscospERMOPHORA). Zool. Anz., 120: 193-204.
- , 1965. Über österreichische Attemsiden (Diplopoda AscospERMOPHORA). 5. Attemsiden-Beitrag. Annln. naturh. Mus. Wien, 68: 553-583.
- , 1966. Die Diplopoden Sloweniens. Acta Carsol., 4: 157-220.
- , 1977. Über italienische, besonders kavernikole Diplopoden, II. Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona, 4: 1-19.
- , 1982. Über italienische, besonders kavernikole Diplopoden, III. Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona, 8: 221-233.
- THALER K., 1982. Fragmenta faunistica tirolensia — V (Arachnida .. Saltatoria). Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, 69: 53-78.
- , 1984. Fragmenta faunistica tirolensia — VI (Arachnida .. Carabidae). Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, 71: 97-118.
- THALER, K. & H. NEUHERZ, 1978. Über zwei Höhlen-Diplopoden der Steiermark (Diplopoda, Chilognatha: Gervaisiidae und Attemsidae). Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, 7: 31-38.
- TRETZEL, E., 1955. Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. Zool. Anz., 155: 276-287.
- VERHOEFF, K. W., 1910a. Über die Vulven von Orobainosoma, Chordeumiden und Atractosoma und über Begattungszeichen bei den AscospERMOPHORA (Cyphopodite) (13./33. D.-A.). Nova Acta Acad. Caesar. Leop.-Carol., 92: 280-300, Taf. V-VII.
- , 1910b. Ueber Diplopoden, 19. (39). Aufsatz: Iuliden und AscospERMOPHORA. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 66: 337-398, Taf. XIII-XIV.
- , 1911. Tessinosoma n. g. und die Cyphopoden der Mastigophorophyllidae (Ü.D. 46). Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1911: 286-297, Taf. XII.
- , 1913. Die weiblichen Fortpflanzungswerkzeuge von Listrocheiritium und Macheiriophoron (Ü.D. 59). Zool. Anz., 41: 398-409.
- , 1926/28. Klasse Diplopoda. 1. Teil. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs, 5 (2,1): i-xi, 1-1071, Taf. I-XI.
- , 1927. Beiträge zur Systematik, Morphologie und Geographie europäischer AscospERMOPHOREN (107. D.-A.). Zool. Jb., (Syst.) 54: 243-314.
- , 1930. Zur Geographie, Ökologie und Systematik südalpenländischer Chilognathen (116. D.-A.). Z. Morph. Ökol. Tiere, 18: 575-668.
- WOOD, H. C., 1865. The Myriapoda of North America. Trans. Am. phil. Soc., (N.S.) 13: 137-248, pls. I-III.